

## УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сойдла Т. Р., Инге-Вечтомов С. Г., Симаров Б. В. Межаллельная комплементация в локусе *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 3, 1967, с. 148—164.
2. Коваль А. М., Сойдла Т. Р. Межаллельная комплементация мутаций, индуцированных этилметансульфонатом в локусе *ade2* у дрожжей-сахаромицетов. — Цитология и генетика, 1972, т. 6, № 6, с. 497—499.
3. Коваль А. М., Сойдла Т. Р. Межаллельная комплементация мутаций, индуцированных этилметансульфонатом в локусе *ade2* у дрожжей-сахаромицетов II. — Цитология и генетика, 1973, т. 7, № 2, с. 144—149.
4. Инге-Вечтомов С. Г. Новые генетические линии дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1963, № 21, с. 117—125.
5. Инге-Вечтомов С. Г., Кожин С. А. Сравнение специфичности действия ультрафиолетовых и рентгеновых лучей на мутабельность дрожжей. — В кн.: Исследования по генетике, вып. 2, 1964, с. 77—85.
6. Райпулис Е. П., Кожин С. А. Сравнительная мутабельность локусов *adel* и *ade2* у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. — Тр. Моск. общ. испыт. природы, 1966, т. 22, с. 135—139.
7. Коваль А. М. Получение мутантов локусов *adel* и *ade2* у *Saccharomyces cerevisiae* под действием этилметансульфоната. — Матер. II съезда генетиков и селекционеров Украины. Киев, 1971, с. 16.
8. Захаров И. А., Грачева Л. Н., Ковальцова С. В. и др. Генетическая природа мутаций у дрожжей, индуцированных разными излучениями и возникающих на фоне различного генотипа. — Докл. АН СССР, 1973, т. 21, № 6, с. 1445—1447.

## МЕТОД ФЕНОКОПИЙ В АНАЛИЗЕ ДЕЙСТВИЯ ГЕНА В ОНТОГЕНЕЗЕ НА ПРИМЕРЕ МУТАНТОВ ДИПЛОИДНОЙ ЗЕМЛЯНИКИ

Т. С. ФАДЕЕВА, А. П. ПОДОЛЬСКАЯ, Б. К. БАБАНАЗАРОВ

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

В анализе генетических механизмов, контролирующих процессы роста и развития у растений, изучение феногенетики мутантов является одним из перспективных направлений. В этих исследованиях значительное место занимает метод получения фенокопий мутанта, т. е. «исправление» мутантного признака до его нормального («дикого») типа. При создании условий, способствующих фенотипическому исправлению мутанта, возможно выяснение генетической и физиологической природы данной мутации [1].

Мутации типа роста у растений многообразны, для многих из них изучена генетика. Однако исследования феногенетики этих мутаций находятся в начальном состоянии [27, 6, 9, 3]. Многие из мутантов по типу роста у растений являются гиббереллинзависимыми, т. е. под действием гиббереллина мутанты дают фенокопии нормального типа роста. Это позволяет предполагать, что в физиологическом отношении эти мутанты могут быть однотипными.

История открытия гиббереллинов связана с обнаружением действия этого вещества на процессы роста высших растений [16, 17]. Природные фитогормоны с физиологическими свойствами, подобными гиббереллину, широко распространены в растительном царстве [15, 32]. Гиббереллин наряду с другими фитогормонами считается естественным регулятором роста и развития растений. При дополнительном введении гиббереллина в растение наиболее типичной реакцией является усиление верхушечного и вставочного роста, иногда подавление ветвления, изменение габитуса растения [14, 2].

Действие гиббереллина на рецессивные карликовые мутации было обнаружено на горохе [13], кукурузе [28], томатах [29, 31]. Однако на гиббереллин реагируют не все карликовые мутанты, поэтому можно думать, что карликовость контролируется генами разного направления действия, несколькими типами биохимических нарушений [28]. Обработка мутантных растений кукурузы типа Corn-grass (Cg) и Теород (Tr) гиббереллином приводит к нормализации роста растений [18].

О механизме действия гиббереллина на клеточном уровне известно, что он вызывает растяжение клеток, увеличивает число клеточных делений, т. е. усиливает клеточную активность [30, 12, 7]. На землянике показано, что гиббереллин проявляет себя как стимулятор клеточных делений не только в субапикальной меристеме, но и в черешке листа [12]. Действие гиббереллина на эти процессы, очевидно, связано с метаболизмом ауксина [19]. На основании изучения активности некоторых гидролитических ферментов в изолированном эндосперме ячменя в условиях добавления гибберелловой кислоты (ГК) Боннер считает, что ГК действует как эффектор, взаимодействующий с репрессором [1]. Гибберелловая кислота, таким образом, дерепрессирует определенные участки генома, что и ведет к синтезу специфических и-РНК и белков. Эта схема очень заманчива, но против нее имеются возражения. По существу, нет доказательств действия ГК только на специфические ферменты. Не установлено место (и время) действия ГК: действует ли она на уровне транскрипции на пути от ДНК к и-РНК или на уровне трансляции [17]. Скорее можно думать, что действие гиббереллина полифункционально, он действует на дерепрессию не определенных генов, а на общую регуляцию генной активности.

Для решения этих вопросов и нужно обратиться к изучению действия гиббереллина как фактора, исправляющего фенотип мутанта.

Настоящая работа посвящена изучению действия гиббереллина на мутации отсутствия усов у земляники видов *Fragaria vesca* L. и *F. viridis* Duch. Выяснялось влияние гиббереллина на образование усов у генетически различных безусых мутантов земляники при разных дозах (способах обработки) и в разные фазы роста растения.

Ранее было обнаружено, что действие гиббереллина на безусые мутанты земляники приводит к образованию побегов — усов [6]. Признак наличия усов у диплоидной земляники вида *F. vesca* определяется не менее, чем 5 генами, два из которых  $ast_1$  и  $ast_2$  являются основными, действующими в комплементе [4, 5, 8]. Особи, несущие доминантные аллели этих генов, образуют побеги-усы. Мутанты по этим генам ( $ast_1$ ,  $ast_2$ ) после обработки их гиббереллином образуют побеги-усы.

В работе изучалась реакция мутантов на ГК в зависимости от сроков обработки (фазы развития) растений с целью выяснения времени и характера функционирования генов  $ast_1$  и  $ast_2$  в онтогенезе.

**Материал и методика.** Работа выполнена на формах Петергофской генетической коллекции диплоидной лесной земляники *F. vesca* L. и полуницы *F. viridis* Duch. В изучение было взято 15 мутантных линий, не образующих побеги-усы, причем 12 линий гомозиготных по гену  $ast_1$  и 3 линии гомозиготные по гену  $ast_2$  и один безусый мутант *F. viridis*. Фенотип безусости у мутантов по гену  $ast_1$  характеризуется как тип линии Рюген, мутанты по гену  $ast_2$  имеют фенотип линии Б1, в тексте тип «безусости» будет обозначен по этим линиям.

У безусой формы полуницы (*F. viridis* Duch.) генетика безусости не изучена. Растения этой линии сильно отличались по морфологии от исходной формы, мутанты небольшой величины, с мелкими листьями и компактным кустом. Работа с лесной земляникой проведена на сеян-

цах первого года жизни, полуница размножена усами, полученными при обработке безусых мутантов гиббереллином.

Схема опыта была следующей. В течение вегетационного периода 1968 г. проведено четыре опыта; в каждом опыте растения различались по возрасту. Семена высеяны в один срок — 29 февраля: в I опыте растения были в возрасте 2,5 мес., во II — 3,5, в III — 4, в IV — 4,5 мес. В каждом опыте было три варианта, которые различались способом обработки гиббереллином: 1-й вариант — обрабатывали точку роста; 2-й вариант — обрабатывали все листья; 3-й вариант — только два нижних листа.

Варианты опыта отличались способом обработки и количеством гиббереллина, получаемого растением. Раствор гиббереллина концентрации 200 мг/л наносили на точку роста — 4 капли; у листьев смачивали верхнюю поверхность. В опытах I и IV использован спиртовой раствор гиббереллина, во II и III — водный со смачивателем.

У полуницы из-за особенностей морфологии растения обработку ГК проводили только двумя способами: обрабатывали точку роста и все листья.

До обработки у всех растений измеряли длину черешка листа. Методом дисперсионного анализа (однофакторная схема) было показано, что растения линии по длине черешка до обработки не отличались ( $P=5\%$ ). В тех отдельных случаях, где растения до воздействия различались, при дальнейшей математической обработке опытных данных бралась разница между конечной длиной черешка (после воздействия) и исходной.

После обработки растений ГК учитывали: высоту растения (по длине черешка самых высоких листьев), начало образования усов (по появлению первого уса у линии), число усов у растения, длину усов, высоту центрального побега (от основания побега до точки роста); у яровых линий — высоту цветоноса (от основания до чашечки самого высокого цветоноса).

Математическую обработку проводили методом дисперсионного анализа по однофакторной схеме.

**Результаты.** Растение земляники — куст, состоящий из одного или нескольких укороченных побегов, несущих характерные для земляники тройчатые листья. Узлы побега сближены, длина междоузлия 0,5—2,0 мм, поэтому побеги образуют розетку. Как показали наши многолетние наблюдения, в пазухах листьев рано закладываются пазушные почки, которые в зависимости от генотипических особенностей форм развиваются в побеги кушения или побеги-усы или длительное время остаются в виде спящих почек. У молодых сеянцев земляники *F. vesca* в возрасте 2—3 мес. сформирован один побег с центральной почкой и пазушными почечками. В возрасте 2,5—3,0 мес. сеянцы разных генотипов начинают куститься или формировать побеги-усы, имеются формы, которые одновременно и кустятся и дают усы. Ритм образования побегов кушения и усов различен у линий разных генотипов. Наши исследования показали, что неплодоносящее растение уже в возрасте 3—4 мес. состоит из нескольких побегов, образующих общую многолистную розетку. В 1-й год жизни растения можно различать главный побег розетки и побеги, возникшие как боковые в пазухах листьев главного побега. Каждый побег (и главный и боковые побеги) несет 3—8 листьев, центральную почку и пазушные почки.

Исходя из особенностей структуры растения и морфогенеза, можно предполагать, что действие экзогенной ГК будет различно на разные линии в разном возрасте растений.

После обработки растений ГК у всех безусых линий шло образование побегов-усов. Образовавшиеся при этом побеги-усы по морфологии были различными в зависимости от возраста и фазы развития растения в момент обработки и в зависимости от генотипа форм. По общему виду и по характеру морфогенеза различали три типа побегов-усов, образовавшихся после обработки ГК<sub>3</sub>.

Побеги-усы первого типа подобны усам дикорастущей земляники *F. vesca*. Они представляли собой цепь стелющихся побегов нескольких порядков, причем четные междоузлия побега-уса завершались дочерними розетками, а нечетные давали боковые разветвления побегов-усов.

Побеги-усы второго типа по морфологии были сходны с «короткими побегами-усами», которые контролируются геном «bst» [5]. Они имели толстый стебель и короткие междоузлия. Так же как побеги-усы первого типа, они были стелющимися и формировались из пазушных почек резеточных листьев. Побеги-усы второго типа, в отличие от побегов-усов первого типа, не давали дочерних розеток на четных узлах.

Побеги-усы третьего типа образовались в результате удлинения центральных побегов боковых почек, тогда как побеги-усы первого и второго типов возникли из узлов главного побега. Побеги-усы третьего типа были прямостоячими, в первом узле не имели редуцированного листа, а на последующих узлах не образовали дочерних розеток. В этом отношении они принципиально отличались от побегов-усов первого и второго типов.

Характер влияния ГК на образование, число и длину усов, удлинение центрального побега, длину черешка, высоту цветоноса у разных мутантов земляники был различным.

**Образование, число и длина усов.** Все безусые линии в контрольном варианте усов не образовывали. В результате обработки ГК они дали пазушные побеги-усы. Реакция мутантов зависела от способа обработки, возраста растения в момент действия ГК и характера растворителя. По этим показателям наметились различия между мутантами по гену *ast*<sub>1</sub> и гену *ast*<sub>2</sub>.

В I и IV опытах, где обработка проводилась спиртовым раствором ГК усы образовались при всех трех способах обработки, но наибольшее число усов появилось при нанесении ГК на все листья и на точку роста, т. е. при наибольшей дозе (таблица). Во II и III опытах, где был использован водный раствор, усы образовались в основном варианте нанесения ГК на все листья, т. е. также при наибольшей дозе. В других вариантах опыта усов было очень мало или они совсем не образовывались.

Интересно отметить, что растения полуницы дали пазушные побеги-усы при всех способах обработки ГК. Этому мутанту было достаточно самых малых доз гиббереллина для стимуляции образования усов.

Самые длинные усы у всех линий появились в варианте, где гиббереллином обрабатывали все листья, т. е. при наибольшей дозе. По этим показателям обнаружены различия между мутантами. В I и II опытах (возраст растений 2,5 и 3,5 мес.) линии с типом безусости Рюген (мутации по гену *ast*<sub>1</sub>) и с типом безусости Б1 (мутации по гену *ast*<sub>2</sub>) дали типичные стелющиеся усы. Но в III и IV опытах (возраст растений 4,0 и 4,5 мес.) растения с типом безусости Рюген (*ast*<sub>1</sub>) дали типичные стелющиеся усы с хорошо укореняющимися розетками, а растения с типом безусости Б1 (*ast*<sub>2</sub>) дали восходящие стебленодобные побеги-усы.



Высота растения (длина черешка листа). У земляники высота растения определяется длиной черешка листа и его наклоном. Обработка водным раствором гиббереллина всех листьев растения лесной земляники приводила к временной стимуляции роста черешка, но затем рост его останавливался. Контрольные растения и растения, где обработка производилась меньшими дозами, к концу сезона (сентябрь) по длине черешка значительно обгоняли растения, обработанные большими дозами.

Число усов у безусых мутантов земляники после разных способов обработки гиббереллином\*

Линия и тип безусости	Вариант обработки	n	$\bar{x}$	$\Delta \bar{x}$	( $F_{st} = 4,3$ )
I опыт. Спиртовой раствор					
Bl (ast <sub>2</sub> )	Точка роста	4	51	12,75	28,6
	Все листья	4	52	13,00	
	Два нижних листа	4	3	0,75	
Рюген (ast <sub>1</sub> )	Точка роста	4	23	5,75	17,25
	Все листья	4	27	6,75	
	Два нижних листа	4	8	2,00	
IV опыт. Спиртовой раствор					
Bl (ast <sub>2</sub> )	Точка роста	4	43	10,75	16,2
	Все листья	4	27	6,75	
	Два нижних листа	4	9	2,25	
Рюген (ast <sub>1</sub> )	Точка роста	12	37	3,0	11,5
	Все листья	12	30	2,5	
	Два нижних листа	9	5	0,5	
F. viridis (ast <sub>3</sub> )	Точка роста	4	25	6,25	0,45 $F_{st} = 6,0$
	Два нижних листа	4	31	7,85	
II опыт. Водный раствор					
Bl (sst <sub>2</sub> )	Точка роста	8	12	1,5	39,2
	Все листья	8	94	11,7	
	Два нижних листа	8	3	0,37	
Рюген (ast <sub>1</sub> )	Точка роста	16	10	0,6	2,2 $F_{st} = 6,0$
	Все листья	16	55	3,4	
	Два нижних листа	16	0	0	
F. viridis (ast <sub>3</sub> )	Точка роста	4	43	10,75	2,2 $F_{st} = 6,0$
	Все листья	4	50	12,50	

\* В контрольных вариантах все мутанты, линии не образовывали пазушных побегов-усов.

Обработка спиртовым раствором гиббереллина растений в возрасте 4,5 мес. привела к депрессии роста черешка при всех трех способах обработки по отношению к контролю.

Удлинение стебля центрального побега. Высота стебля центрального побега розетки в контроле условно нами принималась за нуль. У растений опытных вариантов в результате действия гиббереллина происходило удлинение центрального побега. Эта реакция зависела от способа обработки и от дозы гиббереллина.

При использовании спиртового раствора (I, IV опыты) удлинение центрального побега наблюдали в двух вариантах опыта: 1) при обработке точки роста и 2) всех листьев. Причем высота центрального побега опытных растений, где гиббереллин наносился на все листья, была в несколько раз большей, чем при обработке точки роста. Такая реакция наблюдалась у всех линий.

В опытах II и III, где обработка проведена водным раствором,

удлинение центрального побега происходило только в одном варианте опыта, где гиббереллин наносился на все листья, т. е. растения получали наибольшую дозу.

**Высота цветоноса.** У линий земляники, имеющих яровой тип развития, в первый год жизни образуются цветоносы. После действия экзогенного гиббереллина высота цветоноса менялась по сравнению с контролем. Самые высокие цветоносы отмечены в вариантах, где гиббереллином обрабатывали все листья. Используемые дозы гиббереллина, таким образом, не ингибировали рост цветоноса, а лишь стимулировали.

**Обсуждение.** Характер влияния ГК на изучаемые мутанты дает возможность подойти к вопросу изучения механизма действия мутаций. В результате обработки ГК все генетически различные безусые мутанты земляники (видов *F. vesca* и *F. viridis*) образовали удлиненные побеги-усы, т. е. в этом случае ГК является фактором, исправляющим фенотип мутанта.

Исследования показали зависимость реакции мутантов от сроков обработки растений — фазы их развития и дозы гиббереллина, наносимой на растения: у линий *F. vesca* малые дозы не вызывали образования усов, при больших дозах усы образовывались.

Эти данные говорят о том, что «исправление» фенотипа мутанта зависит не только от факта получения растением гиббереллина, но и от его количества и фазы онтогенеза, обрабатываемого растения.

Важно отметить, что растения *F. vesca* — мутанты по разным генам безусости — дали при обработке гиббереллином разный тип усов: мутанты по гену  $ast_1$  — типичные стелющиеся усы, мутанты по  $ast_2$  — стебленподобные восходящие усы. Эти различия проявились только при обработке растений на более поздних фазах развития (4—4,5 мес.). Очевидно, эти безусые мутанты различны и физиологически и генетически: для генов  $ast_1$  и  $ast_2$  показан комплементарный тип взаимодействия их доминантных аллелей [8]. Мутации эти имеют широкий плеiotропный эффект, отражающийся на морфологических и физиологических признаках. Надо отметить, что стелющиеся побеги-усы не образуются у изучаемых мутантов при изменении условий внешней среды, т. е. в этом случае гиббереллин действует не как заменитель низких температур или условий длинного дня [30, 11, 10, 18]. О характере действия гиббереллина на эти мутанты можно сделать некоторые предположения.

Гибберелловая кислота, как показано целым рядом авторов [35, 36, 37, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 34], приводит к активации генома, его дерепрессии. Можно предположить, что на разных стадиях развития у растений репрессирован целый ряд генов; в том числе у земляники и гены  $ast_1$  и  $ast_2$ .

У растений дикого типа, образующих усы, на ранних стадиях онтогенеза гены  $ast_1^+$  и  $ast_2^+$  не функционируют: усы не образуются, и только на определенной фазе развития продукты этих генов обеспечивают образование усов.

Поскольку обработка ГК изучаемых мутантов в возрасте от 3,5 мес. вызвала образование усов одного типа у всех мутантов, а в возрасте 4,0—4,5 мес. образование усов разного типа, то можно предположить, что гены, контролирующие образование усов, активируются на определенной стадии онтогенеза. У мутантов, не образующих усы, возможно, нарушен синтез ГК, или идет быстрое разрушение ГК, или отсутствует способность использования ГК. Так как мутанты под действием ГК образуют усы, то, очевидно, что изучаемые мутанты являются мутантами с нарушениями в синтезе ГК.

Экзогенная ГК в результате взаимодействия с продуктами других функционирующих генов: у мутанта по  $ast_1$  с продуктами гена  $ast_2^+$  и у мутанта по  $ast_2$  с продуктами гена  $ast_1^+$  приводит к образованию усов. Результаты взаимодействия в первом и во втором случаях будут различными — возникают усы-побеги разного типа при обработке растений в возрасте 4,0—4,5 мес. и более поздних стадий. Эти различия мы связываем с вступлением в действие доминантных аллелей комплементарных генов. Характер работы этих генов неизвестен. Можно предполагать, что они контролируют последовательные звенья биохимической цепи синтеза гиббереллина. Однако возможно, что один из генов контролирует активность фермента, разрушающего гиббереллин.

Мутация безусости у другого вида *F. viridis* генетически не изучена, но его реакция на ГК дает основание предполагать, что данный мутант — третий тип мутаций «безусости», у него даже самые малые дозы ГК вызывают «исправление» фенотипа. Можно считать, что данная мутация вызывает меньшее нарушение в синтезе ГК или в меньшей степени разрушение ГК. Выполненное исследование с использованием метода фенокопий позволило выяснить физиологические особенности изучаемых мутантов, предположить время — этап действия изучаемых генов в онтогенезе и показать различия в действии двух комплементарных (неаллельных) генов.

### ВЫВОДЫ

1. У мутантов диплоидной земляники экзогенный гиббереллин оказал действие на учитываемые признаки: образование, число и длину усов, длину черешка листа, удлинение центрального побега и высоту цветоноса. Действие гиббереллина было различным в зависимости от дозы и возраста растения.

2. В результате обработки гиббереллином все исследованные мутанты земляники, не образующие усы, дали пазушные побеги—усы. Образование, число и длина усов зависели от количества гиббереллина, наносимого на растение: при малых дозах усы не появлялись ни на каких фазах развития растения, при больших дозах усы образовывались.

3. Два генетически различных безусых мутанта образовали при обработке гиббереллином различный тип усов, что выявилось при более поздних фазах обработки: тип Рюген ( $ast_1$ ) дал стелющиеся усы, тип Б1 ( $ast_2$ ) — стеблеподобные, восходящие усы.

### Summary

The authors have studied the action of gibberellin on the different mutants ( $ast_1$ ,  $ast_2$  et al.) of diploid species of strawberry (*Fragaria vesca* L. and *F. viridis* Duch.).

The influence of gibberellin on all the studied morphological characters was shown.

### УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М., 1967. 205 с.
2. Гамбург К. З. Физиология действия гиббереллина на вегетативный рост растений. — В кн.: Регуляция роста и рост растений. М., 1964, с. 3—53.
3. Першина Л. А., Хвостова В. В. Феногенетика мутантов гороха с измененной структурой стебля. — В кн.: Цитогенетика гибридов мутации и эволюции карнопина. Новосибирск, 1977, с. 167—180.
4. Фадеева Т. С. Генетика некоторых признаков у земляники *Fragaria vesca* L. в связи с приспособительным значением этих признаков. — В кн.: Вторая межвузовская научно-отчетная конфер. Тез. докл. Л., 1963, с. 39—40.
5. Фадеева Т. С. Проблемы сравнительной генетики растений. Сообщение II. Генетика признаков и мутации у земляники. — Генетика, 1966, № 7, с. 100—118.

6. Фадеева Т. С. Сравнительная генетика видов *Fragaria*. Автореф. док. дис. Л., 1968, 34 с.
7. Фадеева Т. С., Иркаева Н. М. (Fadeeva T. S., Irkaeva N. M.). Genetic and phenogenetic studies of gibberellin-dependent strawberry mutants. — In: Proc. XIX Intern. Hortic. Congress, 1974, vol. 1A, p. 360.
8. Фадеева Т. С., Кириллова Г. А. Наследование признака наличия усов у диплоидной земляники (*F. vesca* L.). — В кн.: Межвузовская конф. по экспериментальной генетике. Тезисы докл. Л., 1961, с. 167—168.
9. Хвостова В. В. Мутации и ростовые вещества растений. — В кн.: Проблемы генетики развития. М., 1971, с. 221—230.
10. Чайлахян М. Х. Гиббереллины, их действие на растения и перспективы использования в растениеводстве. — М., 1963, с. 7—23.
11. Чайлахян М. Х., Хлопенкова Л. П. О факторах роста стеблей розеточных растений длиннодневных видов. — Докл. АН СССР, 1960, т. 135, № 2, с. 482—486.
12. Arney S. E., Mancinelli P. The basic action of gibberellic acid in elongation of Meteor pea stems. — New Phytologist, 1966, vol. 65, N 2, p. 161—176.
13. Brian P. W., Hemming H. G. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. — Physiologia Plantarum, 1955, vol. 8, p. 669—681.
14. Brian P. W., Hemming H. G., Lowe D. The effect of gibberellic acid on shoot growth of Cupid sweet peas. — Physiologia Plantarum, 1959, vol. 12, p. 15—29.
15. Brian P. W. Effects of gibberellins on plant growth and development. — Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc., 1959, N 1, p. 37—84.
16. Brian R. W. The gibberellins as hormones. — Intern. Rev. Cytol., 1976, vol. 19, p. 229—266.
17. Chrispeels M. J., Varner J. E. Hormonal control of enzyme synthesis: on the mode of action of gibberellic and abscisin in aleurone layers of barley. — Plant Physiol., 1967, vol. 42, N 7, p. 1008—1016.
18. Nickerson N. H. Sustained treatment with gibberellic acid of maize plants carrying one of dominant genes teopod and corn-grass. — Amer. J. Botany, 1960, vol. 47, N 10, p. 809—815.
19. Overbeek J. Plant hormones and regulators. — Science, 1966, vol. 152, N 3723, p. 721—731.
20. Paleg L. G. Physiological effects of gibberellic acid. I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. — Plant Physiol., 1960, vol. 35, N 3, p. 293—299.
21. Paleg L. G. Physiological effects of gibberellic acid. II. On starch hydrolysing enzymes of barley endosperms. — Plant Physiol., 1962, vol. 35, N 6, p. 902—906.
22. Paleg L. G., Sparrow D. H. B., Jennings A. Physiological effects of gibberellic acid. III. On barley grain with normal, x-irradiated and excised embryos. — Plant Physiol., 1962, vol. 37, N 5, p. 579—583.
23. Paleg L. G., Coombe B. G., Buttrose M. S. Physiological effects of gibberellic acid. V. Endosperm responses of barley, wheat and oats. — Plant Physiol., 1962, vol. 37, N 6, p. 798—803.
24. Paleg L. G., Nicholas P. B. A farley endosperm bioassay for gibberellin. — Nature, 1963, vol. 199, N 4895, p. 823—824.
25. Paleg L. G., Hyde B. Physiological effects of gibberellic acid. VII. Electron microscopy of barley aleurone cells. — Plant Physiol., 1964, vol. 39, N 4, p. 673—680.
26. Paleg L. G., Coombe B. G. Physiological effects of gibberellic acid. IX. Recovery of gibberellic acid following incubation with endosperm. — Plant Physiol., 1967, vol. 42, N 3, p. 445—449.
27. Pelton G. S. Genetic and morphogenetic studies of Angiosperm single gene dwarfs. — Bot. Rev., 1964, vol. 30, p. 479—511.
28. Phinney B. O. Dwarfing genes in Zea mays and their relation to the gibberellins. — In: Plant growth regulation. Iowa, 1961, p. 489—501.
29. Plummer T. H., Tomes M. L. Effects of indolacetic acid and gibberellic acid on normal and dwarf tomatoes. — Bot. Gazette, 1958, vol. 119, N 3, p. 197—200.
30. Sachs R. M., Bretz C. F., Lang A. Shoot histogenesis: The early effects of gibberellin upon stem elongation in two rosette plants. — Amer. J. Bot., 1959, vol. 46, N 5, p. 376—384.
31. Soost R. K. Effects of gibberellin acid on genetic characters in two tomato lines. — Bot. Gazette, 1959, vol. 121, N 2, p. 114—118.
32. Stowe B. B., Yamaki T. Gibberellins: stimulants of plant growth. — Science, 1959, vol. 129, N 3352, p. 807—816.
33. Thomas T. H., Wareing P. F., Robinson P. M. Action of the sycamore Dormin as a gibberellin antagonist. — Nature, 1965, vol. 205, p. 1270—1272.
34. Than B., Bonner J. Dormancy associated with repression of genetic activity. — Plant Physiol., 1964, vol. 39, N 5, p. 763—772.



35. Varner J. E., Chandra G. R. Hormonal control of enzyme synthesis in barley endosperm. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1964, vol. 52, p. 100—106.
36. Varner J. E. Gibberellic acid controlled synthesis of  $\alpha$ -amylase in barley endosperm. — Plant Physiol., 1964, vol. 39, N 3, p. 413—415.
37. Varner J. E., Jacobsen J. V. Gibberellic acid induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley. — Plant Physiol., 1967, vol. 42, N 11, p. 1596—1600.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ПРИЗНАКОВ ХЛОРОПЛАСТА У ХЛАМИДОМОНАДЫ СООБЩЕНИЕ I. СОЗДАНИЕ МНОЖЕСТВЕННО- МАРКИРОВАННЫХ ЛИНИЙ

Н. Н. АЛЕКСАНДРОВА, Л. П. КРЭЛА, В. В. ТУГАРИНОВ

Отдел генетики БиНИИ ЛГУ

Оценивая одноклеточную зеленую водоросль хламидомонаду как генетический объект, исследователи особо подчеркивают тот факт, что у этого организма имеется одно ядро, один хлоропласт и малое количество митохондрий (8—12) на клетку [19, 22]. Некоторые ученые приходят к выводу, что в клетке хламидомонады существует всего лишь одна митохондрия [17]. Именно эта относительно простая внутренняя организация дает возможность с большой точностью проводить генетическую локализацию мутаций: в ядре или в одной из органелл — хлоропласте, митохондриях.

Наличие в клетках хламидомонады по существу трех полуавтономных генетических систем дает основание предполагать существование «жесткой» функциональной взаимосвязи между генами различных клеточных компартментов, вовлеченными в один и тот же цикл биогенетических реакций. Экспериментальные данные подобного рода представляют интерес как с точки зрения сопоставления по данному критерию форм различных уровней организации (прокариота — эукариота), так и с точки зрения оценки степени участия ядра и генетически значимых систем цитоплазмы в метаболизме клетки. Однако такие сведения для хламидомонады носят несистематический характер [18, 23].

Разработка чисто генетических аспектов, например, локализация мутаций и исследование взаимодействий между мутациями, предполагает на первом этапе создание коллекции фертильных штаммов, включающих в себя различного рода комбинации исследуемых мутаций, в том числе генетических маркеров известных групп сцепления.

С целью изучения структуры и функции фотосинтетического аппарата хламидомонады, в лаборатории генетики микроорганизмов БиНИИ ЛГУ использовали две группы признаков: пигментация и реакция клетки на специфические ингибиторы белкового синтеза на хлоропластных и митохондриальных рибосомах [3].

Штаммы с нарушенным синтезом различных пигментов включают в себя нефотосинтезирующие (ас<sup>-</sup>), гибнущие на свету (lts), фототрофные — зеленеющие на свету, желтые в темноте. Последний класс описан как мутации типа «yellow» (Y) [21]. Ранее идентифицировано пять локусов светочувствительности (lts1, lts3, lts4, lts5, lts6), которые соответствуют трем фенотипическим классам [9, 10]. Как прямые, так и супрессорные мутации, контролирующие признак светочувствительности, наследуются по моногенной схеме через оба типа спаривания